

脳の情報表現：発火周波数，時間パターンと細胞モデル

銅谷賢治

科学技術振興事業団川人学習動態脳プロジェクト

1．大脳皮質の位置付け

このスクールの主題は，脳の情報表現，特に大脳皮質にフォーカスして，そのニューロンの活動の時間的，空間的なパターンが，どのように情報を表現しているのかという表現方式の問題と，それらが細胞やシナプスの特性からいかに形成されるのかという回路機構の問題である．ここではその準備として，脳の中における大脳皮質の位置付けと特徴をまず見ておこう．

大脳皮質は，哺乳類において大きく発達した，脳の中では比較的新しい構成要素である．脳の系統発生的に古い部分の多くが，神経細胞がダンゴ状に集まった「神経核」により構成されているのに対して，大脳皮質はその名の通り，神経細胞が厚さ2~3ミリのシート状に連なっている点に大きな特徴がある．

大脳皮質はさらに，海馬，辺縁系を含む「旧皮質」と，特に霊長類において非常に発達した「新皮質」に分けられる．新皮質は1~6層の構造を持つが，それらの層の厚さ，細胞構成は，場所によって違いが見られ，これをもとに大脳皮質は複数の「領野」に分けられる．実際，これらの領野は解剖学的に異なるだけでなく，その細胞の応答特性も異なり，「視覚野」，「体性感覚野」などに分類され，さらに視覚野であれば，第1次視覚野(V1)，第2次視覚野(V2)などのように細かく分類される．

大脳新皮質は，哺乳類における脳の進化を特徴づけるものであるが，サイズ的な拡大という点では，小脳や大脳基底核も，同様に大きく拡大している．しかし，小脳，基底核との回路は，局所的なフィードバック回路は持つものの，全体としてはほぼフィードフィード型の回路であるのに対して，大脳皮質は領野間のフィードバック構造が，再帰的にくり返されているという点に大きな特徴がある(図1)．

小脳の学習は，プルキンエ細胞1個に1本ずつ巻きついた，下オリーブ核からの登上線維入力を誤差信号とした「教師付き学習」により行われていると考えられている．基底核は，黒質からのドーパミン性の入力による報酬信号をもとにした「強化学習」に関与していることが示唆されている．一方，大脳皮質の細胞の選択特性は，入力信号の統計的な性質をもとに「教師なし学習」により形成されるというモデルが多数提案されている．

小脳の教師付き学習回路は，身体や環境の特性のモデルや，感覚運動変換写像として働き得る．基底核の強化学習回路は，身体や環境の状態の評価を与え，それによる行動選択を可能にする．小脳と基底核の間に直接の結合はないが，それらとは

もに、大脳皮質から入力を受け、その出力を大脳皮質に送り返している。大脳皮質の重要な機能のひとつは、小脳や基底核を含む脳のグローバルな回路の共通の基盤となる情報表現を、教師なし学習の原理により構築し、そのフィードバックループの内部状態として保持、更新するという点にあると考えられる。

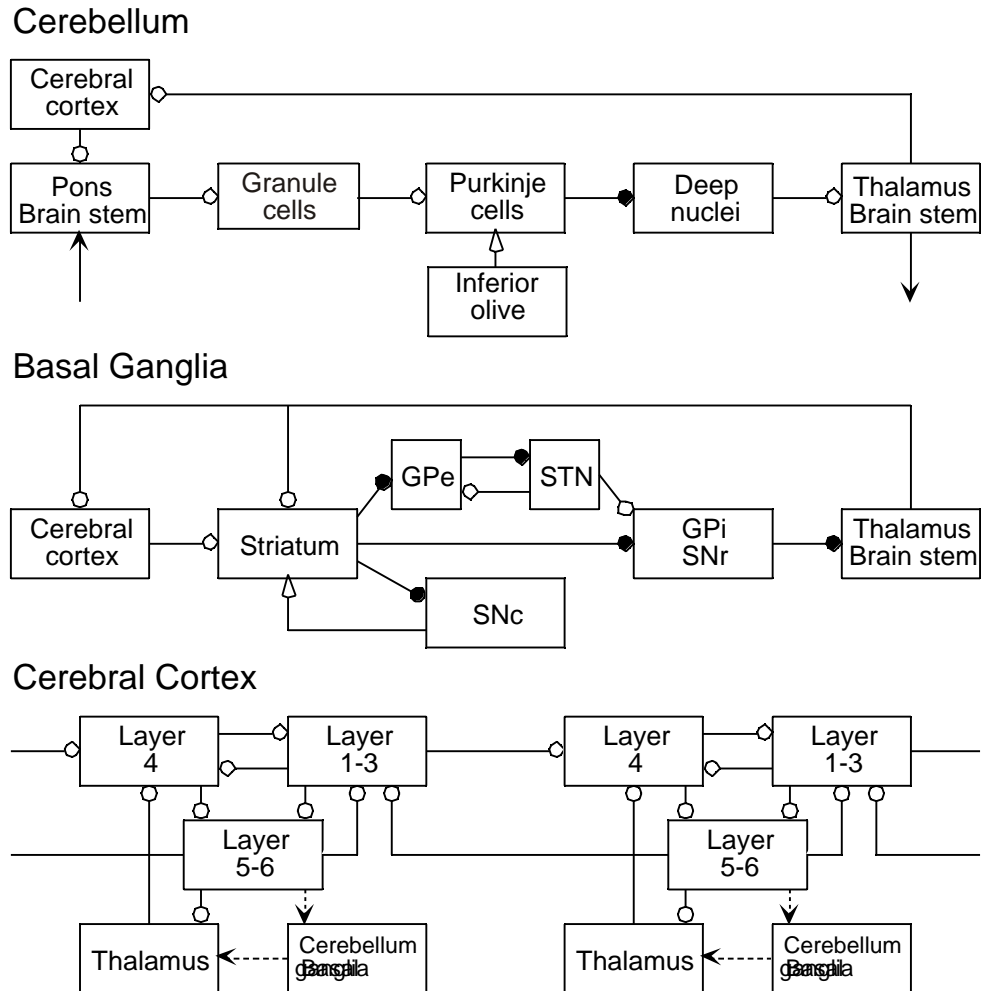


図 1：小脳，基底核，大脳皮質の回路構造の概略。

行動・感覚学習のための情報表現は、ただ単に感覚器官からの入力を忠実に反映すれば良いというではない。一般に感覚入力には冗長性と同時に信号の欠落やノイズを含む。実際に、大脳皮質の回路が、感覚入力の冗長性を削減し、直接は観測されない隠れ状態の推定を行っていることを示唆するデータとモデルがあり、これらについては前半の各講演で紹介されるはずである。

またさらに、大脳皮質の情報表現は、単に現在の外界の状態だけでなく、過去からの記憶や、行動の目標など、「コンテキスト」情報を含むものである。これら、トップダウン的な情報と、感覚入力をもとにしたボトムアップ的な情報が、大脳皮質の双方向的な回路においていかに統合されているかというのも重要なテーマである。

2 . ニューロンの情報表現

ここでは、今回のスクールに登場するであろういくつかの情報表現様式に関して、おおまかなレビューをおこなう。

(1) 発火率表現

神経細胞の情報表現としては、「発火率表現」(rate coding)は最も基本的なものである。例えば、感覚神経であれば、そのスパイク周波数が外界の物理刺激と、運動神経であれば筋肉の張力と単調増加な関係にある。

発火率表現の枠組み内でも、多数の細胞の集団でどのように情報が表現されているかに関しては、いくつかの可能性が考えられている。

- 1) 要素表現：個々の細胞の活動が、入力信号の特定の要素の有無、強弱を表わし、それらの線形和によって個々の物体、状況が表される（例：PCA, ICA）。
- 2) 組合せ表現：個々の細胞は、入力信号の特定の組合わせを表現する（例：特定の人の顔の特徴の組合わせに反応する grand mother cell）。
- 3) ポピュレーション表現：1)と 2)の中間。個々の細胞は、入力の様々な要素に対してなだらかな選択特性を持ち、多数の細胞の活動度の比率や、重心演算により特定の値が読み取られる。
- 4) 空間パターン表現：細胞の集団としての活動のパターンが何らかの情報を表現していて、個々の細胞の活動は、それ自体としては特定の意味を持たない。

またさらに上記において、細胞集団のうち実際に活動しているものの率は低く抑えられた「スパースな表現」が取られているという説も、実験的、モデル的に示唆されている。

(2) タイミング表現

発火率表現においては、神経スパイクの頻度を時間的、空間的に適当な範囲で平均した値に着目し、各スパイクがミリ秒のオーダーで出されるタイミングは問題にしない。しかし、そのような微妙なタイミングにこそ豊富な情報が反映されているという仮説も提案されている。

- 1) 時間差表現：感覚処理などにおいて、ある時間幅におけるスパイクの数ではなく、どの細胞が先にスパイクを出したか、あるいはどれくらい遅れてスパイクを出したかが情報を持つ。
- 2) 同期表現：複数の細胞が、ほぼ同期してスパイクを出すことが、例えば信号源の同一性などの情報を表現している。
- 3) 時間パターン表現：単一あるいは複数の細胞のスパイクの時間間隔のパターンが、特定の情報をコードしている。

以上、様々な種類の情報表現が、理論的にはどのような特性を持ち、また実際の実験データとどう対応するのか、というのはこのスクールにおいて展開されるはずの大きな課題である。

3 . ニューロンのモデル

情報表現の問題を考える上で、ニューロンの数理モデルは欠かせないものであり、その着目点、目的に応じて様々なモデルが定式化されているが、ここではその代表的なものを紹介する。

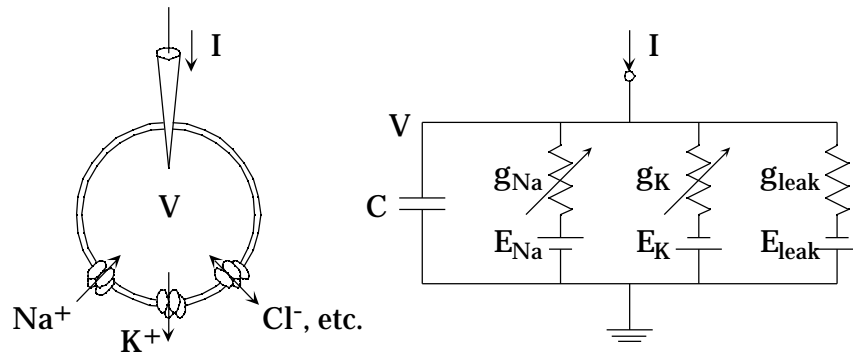


図2 : Hodgkin-Huxley 型モデル .

(1) Hodgkin-Huxley 型モデル

神経細胞を、その細胞膜をコンデンサ、イオンチャネルを動的な抵抗素子と考えた電気回路モデルである (図2)。その最も古典的なものは、Hogdkin と Huxley によるイカの巨大軸索のもので、膜電位 $V(t)$ と電極から流れ込む電流 $I(t)$ の関係は

$$I(t) = C \frac{dV(t)}{dt} + g_{Na} m(t)^3 h(t) (V(t) - E_{Na}) + g_K n(t)^4 (V(t) - E_K) + g_{leak} (V(t) - E_{leak})$$

という微分方程式は与えられる。ここで、 m と h はナトリウムチャネルの2種類のゲート要素が開いている確率を、 n はカリウムチャネルのゲート要素が開いている確率をあらわし、それぞれ下記の形の ($x=m,h,n$) の膜電位に依存する微分方程式に従う。

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(V)(1 - x(t)) - x(V)x(t)$$

細胞内外のイオン濃度の差により、イオン電流の平衡電位は E_{Na} は正、 E_K は、負の値を持ち、膜電位 V を上げていくと、ナトリウムチャネルの活性化 ($m \rightarrow 1$) により膜電位がポジティブフィードバック的に上昇し、それがナトリウムチャネルの不活性化 ($h \rightarrow 0$) とカリウムチャネルの活性化 ($n \rightarrow 1$) を引き起こし、再び膜電位が下がるという形で、スパイク発生メカニズムを再現する。

最近では、複数の種類のカルシウムチャンネルや、カルシウム依存性のカリウムチャンネルなど、より多く複雑なモデルにより、バースト発火などのメカニズムが説明されている。

(2) Integrate-and-fire モデル

スパイク生成の細かいメカニズムは考えず、入力的时间積分によって細胞の膜電位が徐々に上昇し、ある閾値を超えるとスパイクが生成されるという現象に着目したモデルである。その基本的なバージョンは

$$\begin{aligned} V(t) &= V_0 & V(t) &> V_1 \\ \frac{dV(t)}{dt} &= -V(t) + I(t) & \text{otherwise} \end{aligned}$$

のように、膜電位 V が閾値 V_1 を超えるとスパイクが生成されると同時に、膜電位は初期値 V_0 にリセットされ、入力を時定数 τ での減衰付きで積分するというものである。

Integrate-and-fire モデルは、細胞のイオンチャンネルなどに関する細かい実験データがなくても、細胞や回路の振る舞いを再現可能なため用いられる。

(3) Inter-Spike Interval モデル

スパイクがどのように生成されるかはさておいて、与えられたスパイク列のデータを解析するという目的で用いられる。代表的なものは、Poisson 発火モデルであり、各細胞は、過去の発火の履歴とは無関係に、入力に応じた確率でスパイクを生成する。スパイク間隔 (ISI) のヒストグラムを取ると指数分布になり、一定時間内におけるスパイク数のヒストグラムを取ると、ポアソン分布になる。

ポアソンモデルは、ISI の平均と標準偏差が同じという、非常にランダム性の強いモデルだが、ISI のヒストグラムがガンマ分布で与えられるとすると、その次数を高くするにつれて、より周期性の強い発火モデルが得られる。

(4) シグモイドモデル

スパイクという離散的なイベントではなく、発火周波数という連続値の情報を用いて、これが入力に対してしだいに飽和する単調増加な関数になっているというモデル。Integrate-and-fire モデルの細胞集団の発火周波数の集団平均として理論的に導くことができる。

4. まとめ

脳・神経系のモデルには、その物理スケールや抽象化の度合いに応じて、様々なバリエーションがあり得る。また、脳のメカニズムを理解したいという場合に、「ある目的を持った情報処理機構はこうあるべきだ」というトップダウン的なアプローチと、「実際の脳の構造と活動をつぶさに調べることで情報を得よう」というボトム

アップ的なアプローチがあり得る。これらは、ともすれば互いに、「そんな地に足が着いていない理論に意味があるの?」、「それは木を見て森を見ぬような解析にで何がわかるの?」と批判し合うこともしばしばである。

しかし脳のような複雑なシステムは、純粋にトップダウンあるいはボトムアップのアプローチだけで理解できるものではない。計算理論の側からのトップダウン的アプローチと、実験データに根ざしたボトムアップ的アプローチとを行ったり来たりしながら、どこに接点を見出せるかというのが神経情報科学の面白みではないだろうか。

参考文献

- 銅谷賢治. 運動学習の神経計算機構：基底核，小脳と大脳皮質. 別冊・数理科学「脳科学の frontline」, 141-152, 1997.
- C. Koch and I. Segev (editors). *Methods in Neural Modeling: From Ions to Networks*, second edition. MIT Press, 1998.
- F. Rieke, D. Warland, R. de Ruyter van Steveninck, and W. Bialek. *Spikes: Exploring the neural code*. MIT Press, 1997.